

FACULTÉ DE MÉDECINE DE PARIS

ANNÉE 1891

THÈSE

N^o

157

POUR LE

DOCTORAT EN MÉDECINE

PRÉSENTÉE ET SOUTENUE LE JEUDI 19 MARS 1894, A UNE HEURE

Par ROULE (Louis)

Né à Marseille le 20 décembre 1861,

Lauréat de l'Institut (Grand Prix des sciences physiques),

Docteur ès sciences naturelles,

Maître de Conférences à la Faculté des Sciences,

et Professeur suppléant à l'Ecole de Médecine de Toulouse.

ÉTUDE

SUR LE DÉVELOPPEMENT ET LA STRUCTURE

DU TISSU MUSCULAIRE

Président : M. BROUARDEL, professeur ;

Juges..... { M. CHARCOT, professeur ;
 { MM. BALLET, CHAUFFARD, agrégés.

TOULOUSE

IMPRIMERIE ET LIBRAIRIE ÉDOUARD PRIVAT

45, RUE DES TOURNEURS, 45

1891

FACULTÉ DE MÉDECINE DE PARIS

ANNÉE 1891

THÈSE

N°

157

POUR LE

DOCTORAT EN MÉDECINE

PRÉSENTÉE ET SOUTENUE LE JEUDI 19 MARS 1894, A UNE HEURE

Par ROULE (Louis)

Né à Marseille le 20 décembre 1861,

Lauréat de l'Institut (Grand Prix des sciences physiques),

Docteur ès sciences naturelles,

Maître de Conférences à la Faculté des Sciences,

et Professeur suppléant à l'Ecole de Médecine de Toulouse.

ÉTUDE

SUR LE DÉVELOPPEMENT ET LA STRUCTURE

DU TISSU MUSCULAIRE

Président : M. BROUARDEL, professeur ;

Juges..... { M. CHARCOT, professeur ;
MM. BALLET, CHAUFFARD, agrégés.

TOULOUSE

IMPRIMERIE ET LIBRAIRIE ÉDOUARD PRIVAT

45, RUE DES TOURNEURS, 45

1891

FACULTÉ DE MEDECINE DE PARIS

Doyen..... M. BROUARDEL.

Professeurs	MM.
Anatomie.....	FARABEUF.
Physiologie.....	Ch. RICHET.
Physique médicale.....	GARIEL.
Chimie organique et chimie minérale.....	GAUTIER.
Histoire naturelle médicale.....	BAILLON.
Pathologie et thérapeutique générales.....	BOUCHARD.
Pathologie médicale.....	DIEULAFOY.
Pathologie chirurgicale.....	DEBOVE.
Anatomie pathologique.....	LANNELONGUE.
Histologie.....	CORNIL.
Opérations et appareils.....	MATHIAS DUVAL.
Pharmacologie.....	TILLAUX.
Thérapeutique et matière médicale.....	REGNAULD.
Hygiène.....	HAYEM.
Médecine légale.....	PROUST.
Histoire de la médecine et de la chirurgie.....	BROUARDEL.
Pathologie comparée et expérimentale.....	LABOULBÈNE.
	STRAUS.
	SÉE (G.).
Clinique médicale.....	POTAIN.
	JACCOUD.
	PETER.
Clinique des maladies des enfants.....	GRANCHER.
Clinique des maladies syphilitiques.....	FOURNIER.
Clinique de pathologie mentale et des maladies de l'encéphale.....	
Clinique des maladies nerveuses.....	BALL.
	CHARCOT.
	VERNEUIL.
Clinique chirurgicale.....	LE FORT.
	DUPLAY.
	LE DENTU.
Clinique ophtalmologique.....	PANAS.
Clinique des voies urinaires.....	GUYON.
Clinique d'accouchements.....	TARNIER.
	PINARD.

Professeurs honoraires : MM. SAPPEY, HARDY, PAJOT et RICHET.

Agrégés en exercice :

MM.	MM.	MM.	MM.
BALLET.	FAUCONNIER.	MAYGRIER.	REYNIER.
BAR.	GILBERT.	NELATON.	RIBEMONT-DESSAIGNES.
BLANCHARD.	GLEY.	NETTER.	RICARD.
BRISAUD.	HANOT.	POIRIER, chef des	ROBIN (Albert).
BRUN.	HUTINEL.	travaux anatomiques.	SCHWARTZ.
CAMPENON.	JALAGUIER.	POUCHET.	SEGOND.
CHANTEMESSE.	KIRMISSON.	QUENU.	TUFFIER.
CHAUFFARD.	LETULLE.	QUINQUAUD.	VILLEJEAN.
DEJERINE.	MARIE.	RETTERRER.	WEISS.

Secrétaire de la Faculté : M. PUPIN.

Par délibération en date du 9 décembre 1798, l'École a arrêté que les opinions émises dans les dissertations qui lui seront présentées doivent être considérées comme propres à leurs auteurs, et qu'elle n'entend leur donner aucune approbation ni improbation.

ÉTUDE
SUR
LE DÉVELOPPEMENT & LA STRUCTURE
DU TISSU MUSCULAIRE

AVANT-PROPOS.

Les faits exposés dans ce mémoire, avec les considérations qui en découlent, résultent d'observations que je poursuis depuis plusieurs années sur le tissu musculaire, et dont certaines ont été publiées dans mes derniers travaux. Ces recherches ne sont pas encore terminées; il me reste, en effet, à suivre dans la série des Vertébrés et chez l'Homme l'histogenèse du myocarde, considérée de préférence sous le rapport du développement de la substance contractile. Il m'a paru utile cependant de résumer quelques-unes de ces recherches, et de les comparer aux faits déjà acquis sur le même sujet. De cet examen comparatif, plus particulièrement détaillé en ce qui touche l'histologie humaine, découlent un certain nombre de considérations générales, dont l'ensemble servira de base au travail que je publierai plus tard, accompagné des figures nécessaires pour l'élucider.

CHAPITRE PREMIER.

Préliminaires.

I. — Le tissu musculaire de l'Homme est toujours constitué par des fibres appartenant à deux types, suivant que leurs fibrilles sont décomposées en disques superposés ou bien conservent une structure homogène; dans le premier cas, les fibres sont dites *striées*, et *lisses* dans le second. Les différences entre ces deux ordres de fibres sont considérables, et il n'existe, dans l'organisme humain, aucune transition entre elles. Les fibres striées, ou faisceaux primitifs des muscles, possèdent une membrane périphérique bien nette nommée sarcolemme; elles contiennent un nombre considérable de noyaux, placés d'ordinaire au-dessous du sarcolemme même, et ne pénétrant pas dans la substance interne; leur longueur est très grande relativement à leur diamètre, et elles ne paraissent se terminer que sur la limite de l'insertion tendineuse, ou, pour certaines d'entre elles, sur la basale d'une surface épithéliale. Les conditions sont tout autres pour les fibres lisses, privées de membrane périphérique, ou dont la membrane est si mince qu'elle se laisse à peine discerner; ces éléments renferment d'ordinaire un seul noyau, placé dans la partie centrale de la fibre ou non loin de cette partie, et leur longueur est assez minime. Les fibres musculaires lisses présentent plutôt une forme de fuseau qu'un aspect cylindrique, et elles s'engrènent les unes avec les autres par leurs extrémités amincies afin de produire, par leur réunion, un feuillet musculaire compact. Une telle disposition ne se retrouve point dans les muscles striés, dont les faisceaux primitifs, parallèles les uns aux autres, sont groupés en faisceaux secondaires enveloppés par un tissu conjonctif; ces derniers se rassemblent de même dans l'espace limité par une nouvelle gaine con-

jonctive pour former des faisceaux tertiaires, et ainsi de suite.

Les deux formes d'éléments musculaires diffèrent aussi sous le rapport de leur répartition dans l'organisme. Les fibres striées composent seuls les muscles somatiques et le myocarde; les fibres lisses sont placées dans les parois des viscères et ne se retrouvent nulle part ailleurs, sauf dans ces régions viscérales qui avoisinent les téguments et proviennent d'involutions ectodermiques (bouche, pharynx, rectum, etc.), où elles sont remplacées par des fibres striées.

Il semble donc, à ne considérer que l'état adulte, exister des dissemblances profondes entre les fibres lisses et les fibres striées. Ces dissemblances ne sont pas seulement d'ordre morphologique, comme celles signalées plus haut, mais aussi d'ordre physiologique; les fibres striées sont capables de contractions plus rapides que les fibres lisses, et leur répartition dans l'économie paraît être en rapport avec cette facilité de travail et aussi avec la quantité d'énergie musculaire dépensée dans un temps donné. En revanche, elles ne tiennent en rien à l'innervation, car si, dans la règle générale, les muscles somatiques ou striés sont placés sous l'influence de la volonté et si les muscles splanchniques ou lisses sont soustraits à cette influence, il est un muscle strié, le myocarde, dont les mouvements ne sont en rien volontaires. L'exemple de plusieurs animaux, les Mollusques, les Vers et certains autres, qui possèdent seulement des fibres lisses dans leur organisme et exécutent pourtant de nombreux actes volontaires, suffit pour montrer que l'innervation ne joue aucun rôle dans la distribution des muscles lisses et striés.

Puisque les considérations tirées de l'état adulte ne donnent aucun résultat relatif aux rapports morphologiques qui doivent exister entre deux éléments doués de structure semblable et de fonctions identiques; puisque des différences seules se laissent constater et non des homologies, il est

nécessaire de s'adresser à l'embryogénie pour trouver ces relations, et voir s'il existe quelques ressemblances entre une fibre striée et une fibre lisse, prises toutes deux au début de leur développement. Or, pour ce qui est de l'homme, nous n'avons des données que sur l'origine des fibres musculaires striées, et, dans l'état actuel de la science, nous ne possédons aucune observation précise sur l'histogénèse de la tunique musculaire splanchnique. Il serait cependant utile de connaître si ces éléments, qui diffèrent autant l'un de l'autre à l'état adulte, sont par contre semblables dans leur extrême jeunesse, ou bien s'ils sont également distincts dès le début de leur développement, dès leur origine. Il faudrait aussi savoir, dans le cas où ces éléments fort jeunes seraient identiques, de quelle manière et suivant quel procédé histogénétique s'établissent les différences; et, si l'origine diffère suivant le type, il est nécessaire de voir comment des éléments cellulaires dissemblables donnent naissance à des fibres également dissemblables, mais présentant cette particularité commune d'être constituées par de la substance musculaire contractile. Ces notions une fois acquises conduisent à déterminer si la classification du tissu musculaire en muscles lisses et muscles striés est vraiment naturelle, c'est-à-dire si, tout en exprimant avec justesse les différences existant entre les tissus bien formés, elle sanctionne aussi des différences originelles et histogénétiques se produisant entre les mêmes tissus.

Les observations histologiques et embryogéniques effectuées jusqu'ici sur l'homme seul donnent bien quelques résultats, mais ne forment point un corps complet de doctrines. Il faut dépasser l'organisme humain et s'adresser aux animaux qui possèdent aussi des fibres musculaires; il est nécessaire de suivre chez eux le développement même des fibres, afin de compléter ainsi l'ensemble des connaissances relatives à notre économie. Et, lorsque ce travail de recapitulation, exposé dans les pages suivantes, sera achevé, il

sera facile alors de retrouver chez l'homme les traces des dispositions observées chez les animaux, et de comprendre par approximation, sinon par l'observation directe, l'origine et les relations de son tissu musculaire.

L'étude du tissu musculaire chez les animaux est divisée en deux chapitres. Le premier est consacré à l'examen de ce tissu parvenu à sa structure définitive; les faits seront exposés de manière à monter des êtres inférieurs aux organismes les plus complexes, et à suivre une série croissante de complexité. Le second chapitre traite du développement des fibres musculaires et renferme les notions servant à démontrer que, dans leur histogénie, les fibres des animaux supérieurs passent par des états transitoires semblables aux dispositions permanentes des animaux inférieurs. Ces deux chapitres se compléteront ainsi l'un l'autre, car ils concourront à indiquer les procédés suivis par le tissu musculaire dans le cours de son évolution, pour aller d'une structure fort simple à l'organisation si complexe des Vertébrés et de l'Homme.

CHAPITRE II.

Structure des tissus musculaires.

Comme on le verra dans l'étude du développement, les tissus musculaires des animaux supérieurs, et par extension ceux de l'homme, ne sont pas des tissus primaires, car ils dérivent toujours d'éléments tissulaires préexistants. Ces derniers sont des cellules épithéliales ou des cellules conjonctives, qui se transforment entièrement en fibres musculaires, sans garder aucune trace de leur disposition première. Il n'en est pas ainsi chez les êtres placés à la base de l'animalité; les éléments des tissus primaires, qui prennent naissance les premiers, et se modifient de manière à devenir des corps musculaires, conservent toujours des restes de

leur structure primitive, et présentent un aspect complexe tenant à ce qu'ils renferment deux parties, l'une musculaire formée en dernier lieu, l'autre épithéliale ou conjonctive et existant dès l'abord. La morphologie et l'embryogénie s'accordent donc pour faire diviser les tissus musculaires en deux groupes :

1° Les tissus musculaires composés ou primitifs, dont les éléments se composent de deux parties, l'une épithéliale ou conjonctive, l'autre musculaire.

2° Les tissus musculaires simples ou secondaires, dont les portions épithéliales ou conjonctives sont annihilées par l'excèsif développement de la substance musculaire.

Les premiers, ou tissus musculaires composés, existent seuls chez les animaux inférieurs et les embryons des animaux supérieurs; les seconds, ou tissus musculaires simples, appartiennent en propre aux animaux supérieurs parvenus à l'âge adulte. Ces derniers se ressemblent beaucoup par leur structure générale, et ne diffèrent entre eux que par leur développement; par contre, les tissus musculaires composés renferment deux types principaux qui se distinguent l'un de l'autre par leur origine, par leur évolution, et par leur organisation définitive. Ces deux types sont le tissu épithélio-musculaire et le tissu conjonctivo-musculaire; celui-ci étant formé par l'union d'une partie musculaire et d'une autre conjonctive, celui-là par l'assemblage d'une partie musculaire et d'un élément épithélial.

Il est à remarquer que ces cellules composées existent seulement chez les animaux inférieurs, et que leur région musculaire est constamment lisse. Les tissus musculaires simples se présentent sous les deux aspects, lisse et strié; mais cette dissemblance de forme n'est pas en rapport avec le degré de complexité de l'organisme, car certains animaux fort simples de structure (Crustacés entomostracés) possèdent des fibres striées, tandis que divers autres beaucoup plus complexes (Mollusques) sont munis de

fibres lisses. Cependant, lorsque plusieurs muscles de ces derniers êtres doivent accomplir des contractions rapides et énergiques, leurs fibres constitutives cessent d'être lisses et deviennent striées; telles sont celles des muscles adducteurs des valves chez les Mollusques lamellibranches du genre *Pecten*, et celles du bulbe pharyngien des Mollusques céphalopodes.

Étant donnée une telle diversité de l'élément musculaire, pris en son état définitif et examiné dans l'ensemble du règne animal, il convient d'étudier l'un après l'autre les quatre aspects signalés plus haut; d'abord, les éléments épithélio-musculaires et conjonctivo-musculaires des tissus musculaires composés, ensuite les fibres lisses et les fibres striées des tissus musculaires simples.

I. — *Éléments épithélio-musculaires.*

Ces éléments existent chez un certain nombre de Coelentérés et chez plusieurs groupes de Vers, notamment les Némathelminthes et les Chætognathes. Sans entrer ici dans de bien grands développements au sujet de leur structure propre, il est bon d'indiquer les principales particularités de leur organisation, telles qu'elles nous sont connues d'après les observations d'un grand nombre d'histologistes, et surtout d'après celles des frères Hertwig.

Un élément épithélio-musculaire se compose de deux parties juxtaposées, et non placées l'une dans l'autre; l'une de ces parties, la plus petite, renferme du protoplasme ordinaire ou granuleux et contient le noyau; l'autre, plus grande et allongée en une fibre, est formée uniquement par de la substance musculaire contractile. Il convient de désigner désormais cette substance sous le nom de *sarcoplasme*, afin d'éviter une périphrase.

La portion épithéliale de l'élément présente des dimensions variables par rapport à la partie musculaire, suivant

le développement pris par cette dernière. Mais quelle que soit sa taille, elle est toujours placée, avec le noyau qu'elle contient, sur le côté de la bande sarcoplasmique, et, par suite, le noyau n'est jamais inclu dans la substance musculaire. C'est là, comme on le verra plus loin, une différence très nette établie entre cette forme de tissu et les éléments conjunctivo-musculaires

Les éléments, ainsi constitués, sont rangés les uns à côté des autres, de manière que les masses épithéliales nucléées soient juxtaposées et les fibres musculaires entrecroisées. L'ensemble de ces masses tissulaires présente donc deux assises, l'une épithéliale et l'autre musculaire, superposées et distinctes en apparence, alors qu'elles constituent, en réalité, une seule et même couche indivisible.

On trouve des éléments épithélio-musculaires chez les Cœlentérés inférieurs, et divers Cœlomates peu élevés en organisation, tels que les Némathelminthes et les Chaetognathes. Lorsqu'il s'agit de Cœlentérés, les assises épithéliales font partie de l'ectoderme ou de l'endoderme; par contre, les zones correspondantes des Cœlomates précités constituent le plus souvent l'endothélium péritonéal.

II. — *Éléments conjunctivo-musculaires.*

Ces éléments sont beaucoup moins répandus que les premiers, car les larves de plusieurs Cœlomates sont les seules à en posséder, et encore d'une façon toute temporaire. J'ai fait remarquer¹, voici quelques années, que les larves libres des animaux appartenant à l'embranchement des Trochozoaires présentent d'une manière constante, avant l'apparition des initiales mésodermiques, un petit mésoderme à peine ébauché et différencié hâtivement. Les cellules de ce

1. Louis Roule, *Association française pour l'avancement des sciences*. Session de 1887.

mésoderme se transforment pour la plupart en éléments musculaires, étendus de la paroi intestinale ou endodermique à l'ectoderme qui représente seul la paroi du corps, et traversant ainsi la cavité blastocœlienne entière; ces fibres musculaires, dont la taille est fort petite, permettent au jeune embryon de se contracter quelque peu, et de déplacer par saccades brusques le tube digestif. J'ai nommé mésoderme primaire ce tissu formé hâtivement; il vaut mieux, étant données son origine et sa disposition, le désigner désormais comme un *mésenchyme primaire*.

Lorsque l'embryon est parvenu, en suivant le cours de son évolution, à atteindre la phase gastrulaire, quelques cellules de son endoderme se divisent par scission transversale en deux parties : l'une qui continue à rester dans la rangée endodermique, l'autre qui se détache et tombe dans la cavité blastocœlienne, où elle devient libre. Ces dernières sont peu nombreuses, et comparables tout d'abord à des éléments figurés mobiles, et charriés par le liquide blastocœlien; mais elles ne tardent pas à s'accroître en modifiant leur structure. Sous leur première forme, elles émettent des expansions pseudopodiques et ressemblent à des phagocytes dont elles possèdent, du reste, les fonctions; sous leur second aspect, elles sont allongées et constituées, en majeure partie, par du sarcoplasme. Ces modifications ne se manifestent pas chez toutes, mais atteignent le plus grand nombre d'entre elles, les autres continuant à présenter la structure et les fonctions propres aux phagocytes.

Une cellule mésenchymateuse qui va se transformer en élément musculaire commence par rétracter ses pseudopodes et par devenir ovalaire; elle est alors constituée par une masse de protoplasme granuleux contenant un noyau en son centre. La membrane cellulaire, fort mince, se laisse à peine discerner; puis l'élément s'accroît et augmente de telle manière qu'il passe de la forme d'un ovale à celle d'un cylindre. Les nouvelles portions surajoutées, qui

augmentent ainsi la taille, ne sont pas formées de protoplasme granuleux, mais de sarcoplasme homogène. Les premiers dépôts de substance contractile s'effectuent sur les deux extrémités de la cellule mésenchymateuse, et les recouvrent à la façon de petites coiffes. Ces coiffes augmentent ensuite de dimension dans tous les sens; d'un côté, elles s'épaississent suivant l'axe longitudinal de l'élément; de l'autre, elles s'étalent à la surface de ce dernier jusqu'à ce que les deux calottes se rencontrent et entourent la masse protoplasmique comme d'une gaine.

L'élément présente déjà sa structure définitive; il est, en effet, composé de deux parties : l'une représentée par du protoplasme et l'autre par de la substance musculaire. Il lui reste seulement à s'accroître et à amplifier sa taille, suivant sa longueur de préférence, afin de parvenir à la forme cylindrique définitive; la nouvelle matière cellulaire produite est toujours du sarcoplasme. Durant cette période d'accroissement, il arrive souvent que les extrémités se divisent en deux ou plusieurs branches, qui s'écartent l'une de l'autre et augmentent en dimensions pour leur propre compte. Les éléments ainsi modifiés portent donc des ramifications.

Les changements de structure intime ont seuls été mentionnés jusqu'ici; les variations d'aspect sont cependant curieuses à connaître, tout en ayant une importance beaucoup moindre. Lorsque les deux coiffes du sarcoplasme se sont réunies autour de la région médiane de la cellule primitive, leur principal effort de développement porte sur leurs extrémités mêmes, qui s'allongent et s'étirent en devenant filiformes. L'élément se présente alors comme une volumineuse masse ovale suspendue par deux filaments tenus et diamétralement opposés; puis l'épaisseur des filaments augmente et se rapproche peu à peu, comme amplitude, de celle offerte par la zone moyenne, et l'élément devient alors cylindrique. La disposition cylindrique par-

faite est pourtant atteinte dans peu de cas ; d'ordinaire, la région médiane est plus renflée que les autres et l'élément paraît ainsi ventru, la portion épaisse étant celle qui contient le noyau.

Mais, quoi qu'il en soit de ces variations d'aspect, il n'en résulte pas moins de cette origine et de cette structure que toutes les fibres conjonctivo-musculaires diffèrent beaucoup des éléments épithélio-musculaires. La cellule primitive de ces derniers est toujours située, avec le noyau qu'elle renferme, sur les côtés de la fibre musculaire, et se trouve par conséquent en dehors du sarcoplasme. Il n'en est pas de même pour les premières, car leur substance contractile enveloppe la cellule primitive, la masse de protoplasme granuleux avec son noyau, et lui constitue un fourreau ; la cellule primitive est donc incluse dans le sarcoplasme et n'est pas située en dehors de lui.

Dans les deux cas, l'élément s'est accru en ne produisant que de la substance contractile, et cette dernière seule donne à l'ensemble sa structure propre et sa fonction. Mais la situation de cette substance de nouvelle formation diffère suivant le type, et il suffit, étant données les différences considérables de structure finale, d'examiner des tissus musculaires composés pour connaître leur origine et savoir s'ils proviennent de cellules épithéliales ou s'ils dérivent de cellules mésenchymateuses.

Les dispositions générales des tissus sont également dissemblables suivant le cas. Les tissus épithélio-musculaires, dérivant d'assises épithéliales régulières, sont eux-mêmes rassemblés en couches ordonnées. Par contre, les tissus conjonctivo-musculaires sont engendrés par des cellules mésenchymateuses, c'est-à-dire libres, distinctes les unes des autres et groupées sans aucune régularité ; cette absence de forme et d'orientation précises se retrouve aussi dans les tissus parvenus à leur évolution complète. Leurs éléments s'entrecroisent sous des angles différents et cons-

tituent par leur réunion un feutrage plus ou moins compact.

III. — *Fibres lisses.*

Les cellules musculaires qui restent à étudier sont simples et affectent la forme de fibres allongées, constituées uniquement, ou peu s'en faut, par du sarcoplasme. Elles débutent cependant, comme on le verra plus loin, par être composées et constituées au moyen de deux parties ; mais la substance contractile prend en elles une telle extension, une telle prépondérance sur l'élément épithélial ou l'élément conjonctif primordiaux, qu'elle existe presque seule et donne à l'élément un aspect simple caractéristique.

Suivant leur structure, on divise les fibres musculaires en lisses et striées ; ces dernières ont un sarcoplasme différencié en disques superposés ; une semblable modification ne se produit jamais chez les premières.

Il est permis de reconnaître deux grands groupes parmi les fibres lisses : celles dont le sarcoplasme est scindé en fibrilles parallèles à elles-mêmes et dirigées dans le sens de la longueur de la fibre, et celles dont le sarcoplasme est homogène et compact. Celles-ci n'ont été rencontrées que chez divers animaux inférieurs appartenant aux séries des Coelentérés et des Vers ; les premières, plus complexes, se trouvent dans l'organisme de la plupart des Invertébrés où, sauf pour les Arthropodes, elles constituent toute la musculature de l'économie.

Fibres lisses homogènes. — Ces fibres sont de petite taille d'ordinaire, et fusiformes ; elles contiennent, comme la plupart des fibres fibrillaires du reste, un seul et unique noyau. Leur membrane d'enveloppe, fort mince, ne se laisse

pas discerner. Cette membrane est assez nette autour de la cellule primitive qui donne naissance à l'élément; mais, comme elle reste stationnaire sans s'épaissir, et comme elle est obligée de suivre l'augmentation considérable des dimensions de la fibre, elle s'amincit beaucoup et n'est plus visible ensuite à cause de son extrême ténuité. Le noyau est placé au centre de la fibre, vers le milieu de l'axe longitudinal, et il est entouré par une mince zone de protoplasme granuleux. La présence de ces corps nucléaires dans une région déterminée de la cellule musculaire donne à cette région une épaisseur plus grande qu'aux autres, et à l'ensemble un aspect fusiforme bien net. Les extrémités de la fibre sont ramifiées le plus souvent; mais ce caractère s'applique à la plupart des éléments musculaires lisses et n'est pas particulier aux fibres homogènes.

Les fibres homogènes sont relativement rares dans le monde animal. On conçoit, en effet, que la division fibrillaire du sarcoplasme facilite les contractions, et par suite les fonctions de l'élément; et il doit en découler forcément une tendance à la différenciation en fibrilles de la plupart des fibres lisses. On les trouve surtout, comme la considération précédente tend à le montrer déjà, dans des organes doués d'une mobilité peu accentuée; je les ai trouvées, pour ma part, dans cette partie du manteau des Mollusques lamellibranches qui est placée en dedans des valves et à une certaine distance du bord de la coquille. Elles y sont rares, espacées, et leur principal rôle paraît être de soutenir les bandes conjonctives qui séparent les uns des autres les sinus sanguins. Plusieurs auteurs en ont trouvé de semblables dans les parois du corps des Annélides, des Plathelminthes et des Coelentérés, et, d'une manière uniforme, ces fibres sont constamment situées dans l'épaisseur d'organes peu contractiles; aussitôt que l'organe doit accomplir des mouvements assez étendus, le sarcoplasme de tous les éléments musculaires lisses se divise en fibrilles. Il en est ainsi,

par exemple, pour les Mollusques lamellibranches¹. Les fibres de leur manteau sont toujours lissées; seulement, celles qui sont enfermées dans l'épaisseur du rebord marginal de cette partie du corps, rebord doué d'une contractilité assez vive, sont plus grandes que les autres, plus nombreuses et nettement fibrillaires; par contre, celles qui sont plongées dans la trame conjonctive du reste de l'organe contiennent du sarcoplasme homogène et nullement différencié.

Il est intéressant de voir que ces fibres correspondent à une des phases du développement des fibres à fibrilles; ces dernières commencent, en effet, par offrir une substance musculaire homogène, même lorsqu'elles ont atteint déjà une certaine taille, et subissent assez tard leurs modifications caractéristiques.

Fibres lisses à fibrilles. — Celles-ci se distinguent des précédentes en ce que leur sarcoplasme, au lieu d'être représenté par une masse compacte et uniforme, est formé de fibrilles juxtaposées, parallèles les unes aux autres et orientées suivant le grand axé de la fibre ou suivant une direction peu différente. Ces éléments musculaires, ainsi constitués, existent chez presque tous les Invertébrés, sauf les Arthropodes, dans les muscles somatiques ou dans la plupart de ces muscles, et dans les muscles splanchniques de presque tous les animaux, y compris les Vertébrés. Il existerait cependant pour ce dernier cas quelques exceptions : la tunique musculaire intestinale de certains Poissons, la Tanche par exemple, renferme quelques fibres striées.

Les fibres à fibrilles sont allongées comme les fibres homogènes, et fusiformes en ce sens que leur région médiane

1. Louis Roule : Recherches histologiques sur les Mollusques lamellibranches (*Journal de l'Anatomie et de la Physiologie*, 1888).

est toujours plus large que leurs parties terminales ; cette région contient fréquemment le noyau. Mais si l'aspect général est presque toujours le même, il est soumis à des variations de détail qui tiennent à des causes mécaniques, et qui oscillent entre deux extrêmes. Tantôt les fibres sont parfaitement arrondies, et tantôt elles sont aplaties jusqu'à présenter une épaisseur fort mince par rapport à leur largeur ; ces effets sont dus à la pression mutuelle qu'exercent les fibres les unes sur les autres. Sur les bords du manteau des Mollusques lamellibranches, ou dans le pied des Mollusques gastéropodes, les éléments lisses sont bien rassemblés et groupés en faisceaux musculaires souvent volumineux, mais ils ne sont cependant pas serrés les uns contre les autres. Un espace assez ample, dont l'épaisseur est environ égale au tiers ou au quart du diamètre de la fibre, les sépare les uns des autres ; cet espace est occupé par de la substance conjonctive fondamentale de structure homogène, qui sert ainsi aux fibres de ciment d'union pour les grouper en faisceaux. A la suite de cette disposition, la croissance des fibres en largeur s'effectue également dans tous les sens, et il en résulte que l'élément acquiert une forme arrondie qu'il conserve d'une façon définitive.

Il n'en est plus de même lorsque le ciment conjonctif fait défaut, ou même est très réduit, comme cela existe dans la paroi du corps des Annélides, par exemple. Les fibres, encore fort jeunes et petites, sont serrées les unes contre les autres ; elles se compriment mutuellement et ne peuvent s'arrondir dans le sens de leur largeur ; elles sont obligées de s'étaler en surface, à cause de cette compression réciproque, et revêtent ainsi l'aspect de lames de sabre signalé par divers auteurs durant ces dernières années, par Jourdan entre autres, et que j'ai retrouvé moi-même chez plusieurs Annélides chétopodes et oligochètes¹.

1. Louis Roule. — *Etude sur le développement des Annélides*. — *Ann. d. Sc. Nat. Zool.*, 1889.

Toute une série d'intermédiaires se dispose entre ces deux termes extrêmes. Les fibres lisses de la paroi intestinale de l'homme appartiennent à ces intermédiaires; elles sont rarement arrondies, et quelque peu déprimées; leurs sections transversales offrent le plus souvent un aspect ovalaire. Il faut remarquer, en outre, que l'aplatissement n'est pas égal partout, car les effets de pression ne sont pas tous semblables; ces efforts sont naturellement plus énergiques dans le plan d'accolement de deux fibres l'une sur l'autre que dans les interstices laissés entre les bords de ces éléments. Il résulte de ce fait que la surface des fibres déprimées porte souvent des crêtes d'empreinte plus ou moins longues et plus ou moins hautes.

De même que les fibres homogènes, celles à sarcoplasme fibrillaire sont assez souvent divisées à leurs extrémités, les branches étant fréquemment inégales sous le double rapport de leur longueur et de leur largeur, et parfois subdivisées elles-mêmes. Le nombre de ces branches et de leurs ramifications secondaires varie d'une fibre à l'autre, mais dépasse rarement le chiffre de trois ou quatre par extrémité. Il existe toutes les transitions entre les fibres indivises et celles munies de divisions semblables, et il n'est du reste pas rare de rencontrer, en un même faisceau musculaire, tous les passages sous ce rapport.

L'exposé précédent montre la forme générale affectée par les fibres à fibrilles, et commune à toutes; il reste maintenant à examiner leur structure intime. Chaque fibre offre à étudier un noyau souvent unique, — car les cas de fibres lisses plurinucléées sont fort rares, contrairement à ce qu'il en est pour les fibres striées, — et ensuite le sarcoplasme fibrillaire.

Le noyau n'offre rien de particulier dans son organisation propre; il est toujours entouré par une mince auréole de protoplasme granuleux, reste de l'élément cellulaire

primitif, et il est placé d'habitude vers la partie médiane de la fibre, dans sa région la plus élargie. Sa situation varie cependant suivant l'origine même de la fibre. Comme on le verra plus loin, dans le troisième chapitre, les cellules musculaires lisses proviennent tantôt d'éléments épithéliaux, et tantôt d'éléments mésenchymateux. Le premier cas existe pour la plupart de celles qui constituent la paroi du corps des Echinodermes, par exemple; le second pour toutes celles des Mollusques, et aussi pour celles de la tunique intestinale des Vertébrés et de l'Homme. La position du noyau est bien différente suivant le point de départ.

Lorsque la fibre provient d'une cellule épithéliale primitive, la substance contractile se dépose sur l'une des faces de la cellule, et laisse toujours en dehors d'elle le protoplasme granuleux avec le noyau de l'élément primordial. Cette disposition est toujours conservée; aussi la fibre, parvenue à son état définitif, montre-t-elle sa propre substance compacte et semblable à elle-même, sauf dans une petite nodosité plus ou moins accentuée et située vers le milieu de sa longueur. Cette petite nodosité n'est autre que le reste de la cellule épithéliale, qui a conservé son noyau; elle est placée en dehors du sarcoplasme et n'est pas enveloppée par lui. En conséquence, le noyau de ces fibres d'origine épithéliale est extérieur à la substance musculaire, et se trouve placé en dehors d'elle.

Il n'en est plus de même pour les fibres d'origine mésenchymateuse. L'élément primitif, représenté par le noyau et le protoplasme granuleux environnant, produit du sarcoplasme sur toute sa surface, et s'entoure par lui comme d'un fourreau. Le développement de la substance contractile s'effectuant toujours par ce procédé, l'élément primitif reste environné par la matière sarcoplasmique et n'est pas placé en dehors d'elle. Ces dissemblances de structure définitive, qui dérivent des différences d'origine, existent tout

aussi bien pour les fibres striées que pour les fibres lisses ; aussi les retrouverons-nous dans l'étude des premières.

Les fibrilles du sarcoplasme sont homogènes, semblables les unes aux autres, et nullement différenciées en disques superposés. Elles sont juxtaposées, sauf pourtant, chez certaines d'entre elles et surtout chez celles d'origine mésenchymateuse, au voisinage du noyau ; le protoplasme granuleux, qui entoure le corps nucléaire, envoie des expansions entre elles et les sépare ainsi les unes des autres. Mais ces bandes protoplasmiques n'existent plus d'ordinaire vers la périphérie de la fibre ni dans les extrémités, où les fibrilles sont directement accolées sans aucune interposition de substance étrangère.

Les fibrilles sont parallèles les unes aux autres et s'étendent, en suivant l'axe longitudinal de l'élément, d'une extrémité à l'autre de la fibre ; elles contournent le noyau lorsque l'origine est mésenchymateuse, car ce dernier est alors plongé dans l'intérieur même de la fibre ; elles sont placées en dehors de lui dans le cas d'origine épithéliale. Le plus souvent, les fibrilles sont exactement parallèles à l'axe longitudinal de la fibre, quel que soit l'état d'extension ou de contraction pris par cette dernière ; il n'en est pas toujours ainsi cependant, car il existe des cellules musculaires lisses dont les fibrilles sont enroulées sur elles-mêmes suivant une spire hélicoïdale plus ou moins allongée. Il faut donc, sous ce rapport, reconnaître deux types de fibres lisses : les fibres lisses à fibrilles droites, et les fibres lisses à fibrilles spiralées.

Les fibres à fibrilles droites sont de beaucoup les plus répandues. Leur structure particulière mérite peu de détails. Les fibrilles restent parallèles les unes aux autres dans les deux états d'extension et de contraction de la fibre, et parallèles à l'axe principal de cette dernière. Elles se contractent sur place, sans subir aucun mouvement, et se bor-

ment à diminuer leur longueur pour augmenter leur diamètre. Ce phénomène se produisant en même temps pour toutes les fibrilles d'une même fibre, il en résulte la contraction de cette dernière, c'est-à-dire sa diminution en longueur et son extension en épaisseur. La série des contractions parallèles part d'une extrémité de la fibre et gagne de proche en proche l'autre extrémité; la propagation, relativement lente, se produit par ondes, qu'il est facile de mettre en évidence par la fixation rapide, au sublimé ou à l'acide osmique, des fibres d'un faisceau en voie de contraction. Chaque fibre, lorsqu'elle est assez longue, porte sur sa longueur une ou plusieurs régions épaissies qui correspondent aux ondes.

Les fibres à fibrilles spiralées sont de beaucoup les plus rares. Elles ont été signalées en premier lieu par M. Fol, dans les muscles adducteurs des valves de plusieurs Mollusques lamellibranches, et je les ai retrouvées dans presque tous les muscles correspondants de ces mêmes animaux ¹. Leur présence est en relation frappante avec la rapidité de contraction de ces muscles, qui contraste beaucoup avec la lenteur des autres faisceaux musculaires lisses.

Dans une fibre ainsi constituée, les fibrilles périphériques sont droites d'ordinaire, c'est-à-dire parallèles, ou peu s'en faut, à l'axe longitudinal de la fibre; mais il n'en est pas de même pour les fibrilles internes. Dans une fibre en extension, celles-ci sont groupées en un seul faisceau, qui s'enroule sur lui-même suivant une spirale fort longue, partant d'une extrémité de la fibre pour gagner l'autre extrémité. La spirale n'est pas régulière; les distances des tours de spire ne sont pas égales entre elles, et il existe beaucoup de diversité sous ce rapport; parfois même la disposition hélicoïdale est interrompue sur un trajet plus ou moins long

1. Louis Roule. — *Sur la structure histologique des fibres musculaires chez les Lamellibranches*. — C. R. de l'Acad. d. Sc., 1888.

pour laisser la place à la forme droite; mais, dans l'ensemble, ce faisceau est enroulé sur lui-même dans l'espace limité par les fibrilles périphériques.

Si maintenant l'on étudie les fibres du même muscle, mais fixées en état de contraction, on retrouve la même organisation, beaucoup plus prononcée cependant. Les tours de spire sont très proches les uns des autres, et la disposition spiralaire est fort nette. Les tours sont même, dans certains cas, tellement rapprochés que les fibrilles internes sont presque perpendiculaires à l'axe longitudinal de la fibre; la fibre lisse spirale mime ainsi à s'y méprendre, si l'on n'examine pas avec attention, une fibre striée ordinaire, les fibrilles transversales paraissant correspondre à des disques épais.

La comparaison des deux états, étendu et contracté, permet de concevoir le procédé suivi par la fibre pour se raccourcir. Les ondes fibrillaires de contraction n'existent pas sans doute, et, pour ma part, je ne les ai jamais vues; le raccourcissement de la fibre entière se produit par le rapprochement des tours de spire, de manière que le faisceau hélicoïdal devienne plus serré. Ce faisceau fonctionne donc à la façon d'un ressort, détendu et allongé dans l'état d'extension, resserré et raccourci dans la phase de contraction. Cette disposition a pour effet sans doute de favoriser la rapidité de la contraction; elle n'existe que dans les muscles adducteurs des valves, c'est-à-dire dans ceux qui sont doués des mouvements les plus rapides, de l'énergie la plus grande, et ne se retrouve pas dans les autres.

Un fait est à remarquer dans cette structure : la forme des fibrilles périphériques. Celles-ci ne prennent aucune part à la contraction spiralaire, et constituent au faisceau hélicoïdal une gaine permanente, contractile et élastique, dans laquelle celui-ci joue à l'aise sans être gêné par les éléments environnants.

Tous les Mollusques lamellibranches que j'ai examinés à

ce point de vue, et notamment les *Mytilus*, les *Venus*, les *Mya*, les *Lima*, présentaient cette structure remarquable dans leurs muscles adducteurs des valves. Les *Pecten* seuls feraient exception à cette règle, s'il faut en croire une observation déjà ancienne de M. Pouchet, revue et confirmée par H. Fol dans un de ses mémoires. Les muscles adducteurs des valves de ces animaux possèdent de véritables fibres striées, et non pas des fibres lisses à fibrilles spiralées. Le fait est d'autant plus intéressant que les *Pecten* sont les seuls, de tous les Mollusques lamellibranches, à se servir de leurs valves pour se déplacer en les ouvrant et les fermant alternativement ; leurs muscles des valves sont donc obligés de se prêter à un travail plus rapide et plus soutenu que leurs correspondants des autres Mollusques lamellibranches, et précisément ces fibres sont striées et non lisses.

Un pareil fait permet de concevoir avec netteté la signification de la striation fibrillaire. Cette striation n'est en rien la conséquence de l'origine même des fibres musculaires, mais est due à une cause toute physiologique, à la nécessité d'une différenciation permettant des contractions rapides et un travail soutenu. Les divers types de fibres musculaires sont susceptibles de se remplacer les uns les autres, suivant que cette nécessité prend une prépondérance plus ou moins grande à la suite d'adaptations particulières. Et il est d'un haut intérêt sous ce rapport, de suivre, chez les Mollusques lamellibranches mêmes, la série croissante de complexité intime qui se développe parallèlement à l'apparition des mouvements plus fréquents et plus nombreux.

D'abord, et à la base de la série, il faut placer les fibres à sarcoplasme homogène renfermées dans ces parties du manteau qu'abritent les valves, et presque dépourvues de mouvement ; ensuite, ces fibres sont remplacées sur les bords du manteau (beaucoup plus contractiles que le reste

de l'organe) par des fibres à fibrilles droites. Celles qui, parmi les faisceaux musculaires de l'économie, rentrent dans la constitution des muscles adducteurs des valves ou occluseurs de la coquille, sont munies de fibrilles spiralées, qui leur permettent une plus grande rapidité de contraction. Enfin, les fibres des muscles adducteurs des *Pecten*, obligées de produire un travail considérable, sont toutes striées.

Cette transition est toute physiologique, car elle s'applique à la fonction seule, et la disposition spiralaire n'est pas un passage morphologique vers la structure striée; mais elle est cependant très importante à connaître et amène à étudier dès maintenant les fibres musculaires striées.

IV. — *Fibres striées.*

Le sarcoplasme des fibres musculaires striées est toujours différencié en fibrilles parallèles, et, de plus, chacune de ces fibrilles est différenciée de nouveau en un grand nombre de segments superposés, dont la différence bien connue d'aspect produit la disposition striée caractéristique de ces fibres. La présence de la striation paraît être en rapport direct avec une contractilité plus rapide, comme va le montrer la répartition de ces fibres dans la série animale.

Les Arthropodes et les Vertébrés sont les seuls êtres pourvus, d'une façon presque systématique et constante, de fibres striées dans leur musculature somatique; tous les autres animaux ne possèdent, dans les parties correspondantes de leur corps, que des fibres lisses, et la présence d'éléments striés est chez eux une exception. Les exemples suivants, choisis parmi les principaux, vont le préciser d'une façon suffisante.

Les Coelentérés ne portent d'ordinaire que des fibres lisses; cependant, celles qui sont renfermées dans le voile, la seule partie de l'économie douée d'une certaine motilité, et dans les tentacules, sont fréquemment striées. Tous les Mollus-

ques présentent seulement des fibres lisses ; et cependant, comme on l'a vu plus haut, les muscles adducteurs des valves des *Pecten* sont constitués par des éléments striés ; il en est de même pour les muscles pharyngiens des Mollusques céphalopodes — dont le rôle est de se contracter rapidement pour mouvoir les deux parties du bec corné et permettre ainsi la capture facile d'une proie, — et qui sont également formés par des fibres striées.

D'autres animaux offrent des faits semblables. Les fibres musculaires des Echinodermes sont toutes lisses, sans aucune exception, sauf cependant celles des pédicellaires tridactyles. Ces petits organes, placés sur le test, sont représentés par un pédoncule portant trois valves sur une extrémité libre ; ces valves sont écartées les unes des autres lorsque le pédicellaire est à l'état de repos, mais elles se rabattent brusquement à la moindre excitation ; les muscles chargés d'effectuer ce rabattement, et de rapprocher les valves, renferment des fibres striées et non des fibres lisses. Le corps des Tuniciers ne porte également que des éléments musculaires lisses ; cependant, la paroi cardiaque contient des fibres striées. L'organisme de ces animaux contient une grande quantité de sang, dont la circulation est fort rapide afin de permettre l'oxygénation dans une branchie de taille considérable ; aussi les contractions cardiaques sont-elles rapides et puissantes, et, en concordance avec ce fait, les éléments musculaires de la paroi du cœur sont striés.

Quant aux Vertébrés et aux Arthropodes, les fibres striées sont propres aux muscles somatiques seuls, et au myocarde pour les représentants du premier de ces deux groupes ; les parois des viscères en sont dépourvues, du moins celles qui sont en contact avec un épithélium d'origine endodermique ou mésodermique, et montrent seulement des fibres lisses. En somme, les éléments striés existent dans les organes doués de mouvements rapides, et les éléments

lisses dans ceux dont la motilité est beaucoup moindre.

L'ensemble de ces faits permet de concevoir la signification de la striation. Sans revenir sur les considérations déjà exposées ci-dessus, la présence de la striation musculaire doit être considérée comme un perfectionnement de la structure intime des éléments, destiné à permettre des échanges plus rapides, et par suite des contractions plus promptes. La loi de l'économie organique doit également être invoquée dans une pareille question. L'expérimentation montre en effet que les fibres striées consomment plus que les fibres lisses, toutes choses égales d'ailleurs; aussi, les premières de ces fibres se forment-elles lorsqu'elles sont nécessaires pour permettre le bon fonctionnement de l'organe, et laissent-elles la place aux secondes dans tous les cas où suffit une contractilité moindre. La répartition des fibres striées permet donc de penser que la cause directe de la striation est la nécessité de contractions rapides et promptes.

Les fibres striées appartenant aux animaux qui possèdent des éléments lisses dans les autres parties de leur organisme sont semblables en tout à ces derniers, et ne diffèrent d'eux que par la présence de la striation, c'est-à-dire par la division de la substance des fibrilles en disques superposés d'aspect différent. Celles des Arthropodes et des Vertébrés méritent un examen plus approfondi. Il est permis de les ranger en deux grands groupes, dont le premier contient les fibres striées des Arthropodes avec celles du myocarde des Vertébrés, et dont le second renferme les fibres striées somatiques des Vertébrés. Les éléments du premier groupe sont caractérisés en ce qu'ils possèdent un seul noyau ou bien un petit nombre de corps nucléaires disposés presque sur le parcours de l'axe central de la fibre; en outre, ces masses nucléaires sont toujours, et dès le début de l'évolution tissulaire, enveloppées par la substance contrac-

tile; de plus, leur forme est rarement régulière et cylindrique; le sarcolemme manque. Les éléments du second groupe possèdent d'ordinaire un assez grand nombre de noyaux répartis irrégulièrement au sein de la substance contractile, et placés assez souvent sur la limite de cette substance, de manière à ne point être enveloppés par elle; en outre, ils présentent un aspect lamelleux ou cylindrique, avec épaisseur égale sur la plus grande partie de leur étendue, et possèdent un sarcolemme.

Le sarcoplasme de ces deux sortes de fibres est souvent divisé en fibrilles munies de l'aspect strié; les contractions sont rapides par suite et présentent sous ce rapport une grande uniformité dans les deux cas. Mais là se bornent les ressemblances. Les fibres des Arthropodes et celles du myocarde des Vertébrés sont d'origine mésenchymateuse, et les fibres somatiques des Vertébrés sont d'origine épithéliale; ces différences primordiales, accrues dans la suite par le mode de développement, expliquent les dissemblances définitives.

Les cellules primordiales des éléments musculaires d'Arthropodes sont semblables à des cellules conjonctives plongées dans une substance fondamentale semi-liquide, et espacées les unes des autres. Ainsi que je l'ai montré dans un mémoire récent¹, celles qui, parmi ces cellules, vont devenir des fibres musculaires, commencent par rétracter les expansions pseudopodiques qu'elles émettent, et par revêtir une forme ovale. Chacune d'elles est alors constituée par une masse de protoplasme granuleux entourant un noyau, et nulle substance contractile n'existe encore. Le sarcoplasme ne tarde pas à faire son apparition; il se dépose tout autour du plasma granuleux, en commençant

1. Louis Roule, *Sur le développement du tissu musculaire chez les Arthropodes*. C. R. de l'Acad. d. Sc., janvier 1891.

par les extrémités de l'ovale et finissant par les côtés. Ce procédé génétique rappelle entièrement celui des fibres lisses d'origine mésenchymateuse, et ne diffère de lui que par l'augmentation du nombre des noyaux et par la striation des fibrilles. L'élément primordial est ainsi entouré par le sarcoplasme; ce dernier continue à augmenter sa masse, mais en croissant de préférence suivant le sens longitudinal, de manière à donner à l'ensemble un aspect fusiforme qui, par l'allongement constamment continué, tend à passer à un aspect cylindrique. Le noyau primitif se divise en deux parties; une bande sarcoplasmique sépare bientôt ces deux parties l'une de l'autre, et, en s'épaississant et s'amplifiant suivant l'axe longitudinal de la fibre, rend de plus en plus grand l'espace situé entre ces deux nouveaux corps nucléaires.

L'élément mésenchymateux du début s'est ainsi transformé en une fibre allongée, terminée en pointe à ses extrémités ou même ramifiée parfois, constituée par de la substance contractile et renfermant deux noyaux placés l'un au-dessus de l'autre; chacun de ces noyaux est entouré par le sarcoplasme, et ne se trouve point situé en dehors de lui. Parfois, la fibre reste stationnaire en cet état; il en est ainsi pour les petits organes dont les dimensions sont faibles, et dont les faisceaux musculaires sont courts. Ailleurs, et notamment dans les pattes des Crustacés et des Insectes, la multiplication des noyaux continue à s'effectuer suivant le même mode, et l'élément s'allonge beaucoup, tout en conservant sa forme cylindrique. Mais, d'une façon constante, la nouvelle substance contractile produite entoure les noyaux, et ceux-ci ne sont jamais placés en dehors d'elle.

Le sarcoplasme fraîchement déposé est homogène; il se divise en fibrilles à une période tardive de son développement. Cette différenciation part du centre de la fibre, des environs immédiats du noyau, en s'attaquant d'abord aux parties anciennes et les premières formées de la substance

contractile pour aller vers la périphérie. Lorsque la division fibrillaire est presque achevée, l'aspect strié commence à se montrer, et en gagnant encore du centre vers la périphérie, de manière que le sarcoplasme ancien soit différencié le premier, et que toutes les modifications de structure progressent dans le même sens. Lorsqu'une de ces fibres musculaires achève son évolution complète et appartient à un organe d'une grande longueur, elle apparaît comme un long filament cylindrique, ou faisceau primitif, renfermant un certain nombre de fibrilles striées en travers, et portant suivant leur axe central plusieurs noyaux entourés par une auréole de protoplasma granuleux. Cette dernière envoie souvent des expansions entre les fibrilles, et ces expansions sont d'autant plus épaisses qu'elles sont plus proches de la région nucléaire dont elles émanent.

De même que pour les fibres lisses d'origine mésenchymateuse, la membrane cellulaire de l'élément primordial, déjà fort mince au début de l'évolution, s'étire extrêmement pour se prêter à cet accroissement, et cesse bientôt d'être visible. La substance nucléaire périphérique est donc nue, et on ne trouve autour de ces fibres aucune paroi comparable au sarcolemme des fibres somatiques des Vertébrés.

Les fibres du myocarde des Vertébrés ne sont bien connues encore que chez l'Homme et chez divers Mammifères; les observations effectuées à leur égard permettent cependant de leur trouver une grande ressemblance avec celles des Arthropodes. Leur développement n'a pas encore été bien suivi dans tous ses détails; mais la structure de plusieurs d'entre elles, ou fibres de Purkinje du cœur de divers Ongulés, qui restent sous une forme voisine de l'état embryonnaire, permet de dépasser quelque peu les faits observés et de se représenter leur disposition fondamentale de la façon suivante :

Le myocarde est d'origine mésenchymateuse. La pre-

mière ébauche du cœur, double chez l'Homme comme chez tous les Amniotes, présente l'aspect de deux tubes creusés entre les éléments mésenchymateux laissés, sur la face ventrale de la région post-céphalique, entre l'endoderme et la splanchnopleure. La plupart de ces éléments proviennent de l'épithélium splanchnopleural; mais des observations récentes tendent à faire croire qu'un certain nombre d'entre eux dérive aussi de l'épithélium endodermique. Les cellules les plus internes, qui limitent directement les cavités des deux tubes, produisent l'endocarde; les autres donnent naissance au myocarde. Les cellules se serrent les unes contre les autres, et se transforment en fibres musculaires.

Les procédés intimes de cette modification sont à peine connus. L'un des états les plus jeunes, parmi ceux observés jusqu'ici, est celui des fibres de Purkinje. Ces dernières, placées sous l'endocarde du cœur du mouton, du bœuf, du cochon et autres ongulés, sont polyédriques pour la plupart. Elles présentent une mince membrane périphérique semblable à un sarcolemme, et son contenu est divisé en deux parties. La partie externe est formée par du sarcoplasme différencié en fibrilles striées, la partie interne par du protoplasme granuleux contenant un ou plusieurs noyaux. En somme, ces fibres correspondent à des faisceaux primitifs d'Arthropodes en voie de développement, et ne se distinguent d'eux que par la plus grande épaisseur du protoplasme granuleux périnucléaire. Comme l'origine est la même dans les deux cas, puisque ces deux sortes d'éléments proviennent de cellules mésenchymateuses, il est probable que leur évolution est semblable. Il convient cependant de remarquer que les cellules de Purkinje ne sont pas allongées, et que par suite leurs noyaux, lorsqu'il en existe plusieurs, sont placés les uns à côté des autres et non séparés par un grand espace. Ces éléments doivent être considérés sans doute comme des fibres myocardiques arrêtées dans leur développement, et dont la membrane périphérique

n'est pas encore devenue assez mince pour cesser d'être visible.

Les fibres ordinaires du myocarde, et notamment celles qui constituent à elles seules toute la paroi musculaire du cœur de l'homme, sont allongées, et environ trois ou quatre fois en moyenne plus longues que larges. Leur diamètre est le même partout, et ce fait donne à l'élément entier un aspect assez régulier. Les extrémités sont rarement simples; elles portent le plus souvent deux branches courtes et larges, souvent dissemblables comme épaisseur et comme étendue; les cellules musculaires myocardiques se soudent ainsi les unes aux autres par leurs bouts simples ou divisés, de manière à se grouper en un feutrage.

Si les fibres du myocarde des Vertébrés diffèrent de celles des Arthropodes par leur forme plus ramassée, elles leur sont identiques par contre sous le rapport de la structure. Elles ne possèdent point de sarcolemme, et le sarcoplasme périphérique est ainsi à nu; la substance contractile entoure le noyau, qui est placé vers le centre de la cellule, et se trouve ainsi complètement enveloppé par elle; le corps nucléaire est lui-même enveloppé par une zone de protoplasme granuleuse, qui envoie des expansions entre les fibrilles. Toutes les particularités essentielles de la structure se correspondent dans les deux cas; et, comme l'origine est identique, puisque ces fibres dérivent également d'éléments mésenchymateux, il faut penser que le mode de développement est le même. Sans doute, la substance contractile se dépose tout autour de l'auréole protoplasmique du noyau et s'épaissit de plus en plus en allant du centre vers la périphérie; sans doute aussi la substance contractile forme dès le début une gaine autour du noyau et ne cesse de l'envelopper jusqu'à l'état définitif.

Les fibres musculaires somatiques des Vertébrés diffèrent assez d'aspect entre elles, mais présentent pourtant un cer-

tain nombre de particularités communes qui les séparent nettement de celles du myocarde et de celles des Arthropodes. Elles sont très allongées et ne portent presque jamais de ramifications (sauf les houppes terminales des muscles des lèvres, chez les Mammifères); leurs noyaux sont souvent très nombreux, et périphériques d'ordinaire; il existe constamment un sarcolemme autour de la substance contractile; enfin, elles proviennent de cellules épithéliales et ne dérivent point d'éléments mésenchymateux. Malgré cette ressemblance fondamentale de structure et d'origine, les fibres somatiques des Vertébrés présentent trois aspects principaux, qui sont, en suivant l'ordre de complexité et commençant par les plus simples :

1° Les *lamelles musculaires* des Vertébrés acraniens;

2° Les *cases musculaires* des Cyclostomes;

3° Les *faisceaux primitifs* des Gnathostomes, c'est-à-dire des Vertébrés appartenant aux classes suivantes : Ganoïdes, Sélaciens, Téléostéens, Dipneustes, Amphibiens, Reptiles, Oiseaux, Mammifères.

Quelle que soit leur forme, ces fibres somatiques ne proviennent en rien du mésenchyme, et sont toujours engendrées par le feuillet viscéral des myomères mésodermiques, feuillet qui présente toujours, lors de son origine tout au moins, une structure épithéliale.

Les lamelles musculaires des Vertébrés acraniens (*Amphioxus*) ont, comme leur nom l'indique, un aspect lamelleux; elles sont insérées par un de leurs bords sur la corde dorsale, l'autre bord concourant à limiter les espaces coelomiques, et les faces latérales aplaties des unes et des autres étant juxtaposées. Les noyaux sont en petit nombre, et parfois il n'en existe qu'un; entouré comme toujours par une zone de protoplasme granuleux, assez épaisse dans ce cas particulier, il est situé en dehors du sarcoplasme et n'est point enveloppé par lui. Le sarcoplasme est assez abondant

et nettement divisé en fibrilles; la zone plasmique granuleuse émet entre elles des expansions nombreuses. Ainsi constituées, ces lamelles musculaires de l'*Amphioxus* représentent, sous une forme définitive, un état embryonnaire et transitoire des cases musculaires des Cyclostomes et des cylindres primitifs des autres Vertébrés plus élevés en organisation.

L'évolution subie par ces lamelles est fort remarquable. Leur origine est épithéliale. Les éléments épithéliaux du feuillet viscéral (ou splanchnique) des myomères sont cubiques dès l'abord et juxtaposés en une assise simple. Ils s'allongent ensuite dans le sens de la longueur de l'animal, et s'agrandissent de manière à se rapprocher du feuillet pariétal des mêmes myomères; cet accroissement suivant deux axes a pour effet de donner à ces éléments une forme lamelleuse. Le sarcoplasme apparaît pendant que s'effectuent ces modifications; la croissance est due à la production de substance contractile. Cette dernière se dépose sur le bord adhérent de la cellule, tout contre la notocorde, et laisse en dehors d'elle le noyau entouré du protoplasme initial. Le mode de formation du sarcoplasme s'éloigne donc beaucoup de celui que j'ai observé dans les fibres des Arthropodes; il se dépose sur l'une des faces seulement de la cellule initiale, et met le noyau à part au lieu de l'envelopper tout d'abord comme d'une gaine. La suite de l'évolution garde le même caractère; le corps nucléaire avec sa couche protoplasmique enveloppante ne sont point entourés par la substance contractile. Celle-ci s'accroît pourtant et finit par constituer à elle seule la fibre presque tout entière, car seule elle augmente ses dimensions; mais, durant sa croissance, elle ne tend jamais à entourer le noyau et le laisse constamment en dehors d'elle. Celui-ci est placé en définitive sur un côté de la fibre, en une région semblable à une petite nodosité et située de façon à proéminer dans la cavité coelomique.

Ainsi qu'on le verra dans le chapitre suivant, une telle évolution est caractéristique de la genèse épithéliale des fibres musculaires. Elle existe chez tous les Vertébrés craniotes, supérieurs par conséquent à l'*Amphioxus*, mais avec quelques modifications qui empêchent de bien discerner les particularités de l'origine première.

Les Cyclostomes, cependant, montrent encore une évolution épithéliale assez nette. Leurs cases musculaires sont plus longues que les lamelles des *Amphioxus* et plus épaisses, mais offrent pourtant un aspect lamelleux identique. Les différences ne portent pas seulement sur la taille devenue plus grande, mais aussi sur la position des noyaux, qui ne sont pas tous périphériques et externes au sarcoplasme, certains d'entre eux étant situés parmi les fibrilles même. Le développement donne la raison de cette différence. Ces fibres musculaires sont des cellules épithéliales au début, qui s'allongent par addition de nouvelles substances, celles-ci étant formées de sarcoplasme. Durant son jeune âge, une fibre de Cyclostome rappelle en tout une lamelle musculaire d'*Amphioxus*; seulement, sa substance contractile prend une extension plus considérable encore, et cela dans tous les sens. Le noyau qui, dans le commencement, était extérieur au sarcoplasme, comme il en est dans toute évolution épithéliale, finit par être entouré de sarcoplasme; celui-ci, au lieu de refouler le corps nucléaire en dehors, tend à l'envelopper, et l'enveloppe en effet. Le noyau se divise pendant que ces phénomènes s'accomplissent, et le sarcoplasme se comporte vis-à-vis de chaque noyau-fille comme envers le noyau maternel.

Mais, il faut bien le remarquer, le noyau de la fibre n'est entouré par la substance contractile qu'à une époque tardive. Au début, le noyau est placé en dehors du sarcoplasme, et, s'il est finalement situé dans l'intérieur même de la fibre, cette position interne est le résultat du grand

développement pris par la substance sarcoplasmique. La différence avec les faits correspondants des Arthropodes et du myocarde est fort grande; dans les fibres de ces derniers, le sarcoplasme environne l'élément initial dès le commencement, dès son apparition première. Le phénomène possède chez les Cyclostomes une toute autre signification, car il convient d'attribuer à l'excessif développement pris par la substance contractile les altérations du mode initial offert par l'*Amphioxus*. Les mêmes considérations sont applicables du reste aux cylindres primitifs des Vertébrés supérieurs, qui présentent des altérations du procédé primitif encore plus grandes que celles offertes par les cases musculaires des Cyclostomes.

De même que dans les lamelles des *Amphioxus*, les fibrilles du sarcoplasme sont séparées les unes des autres par des expansions du protoplasme périnucléaire. Cet isolement des fibrilles est si bien prononcé qu'elles paraissent naître dans le protoplasme d'une façon indépendante, leur apparition commençant vers la base proximale de l'élément primitif pour gagner peu à peu les côtés et enfin l'extrémité distale, tout en enveloppant le noyau.

Les faisceaux primitifs propres à la musculature somatique de l'Homme et de tous les Vertébrés gnathostomes sont cylindriques et de calibre égal sur toute leur longueur qui est parfois fort grande; ces faisceaux s'étendent, en effet, parallèlement les uns aux autres et dans le sens de l'effort exercé par les muscles, depuis une insertion jusqu'à l'autre. Ils se groupent pour cela en faisceaux secondaires, le ciment d'union étant constitué par du tissu conjonctif

Ils offrent à considérer une membrane d'enveloppe, le sarcolemme, et un contenu. Le sarcolemme ne manque jamais et entoure le faisceau primitif tout entier d'une extrémité à l'autre. Le contenu est représenté par la substance contractile et les noyaux. Ces derniers sont fort

nombreux dans un même cylindre primitif. Chez l'Homme et les Mammifères, ils sont placés au-dessous du sarcolemme et ne sont pas interposés aux fibrilles; il en est bien de même pour la plupart des autres Vertébrés gnathostomes, mais un certain nombre d'entre eux sont situés dans la substance même de la fibre et entourés ainsi par le sarcoplasme. Chaque noyau est enveloppé par une zone de protoplasme granuleux qui émet des expansions entre les fibrilles voisines; ces expansions ne dépassent guère pourtant les environs immédiats des corpuscules nucléaires.

Les fibrilles sont donc placées, les unes à côté des autres, sans aucune interposition de substance plasmique intermédiaire, du moins dans la plupart des cas. Elles sont parallèles les unes aux autres, parallèles également à l'axe longitudinal du faisceau, et paraissent s'étendre sans aucune solution de continuité d'un bout à l'autre de la fibre. Comme elles sont serrées les unes contre les autres, elles compriment entre elles les noyaux internes et aplatissent contre le sarcolemme les noyaux périphériques; aussi, la plupart des corps nucléaires contenus dans un cylindre primitif sont-ils déprimés, et présentent-ils souvent des crêtes d'empreinte à cause de leur interposition entre plusieurs fibrilles voisines.

Ces faisceaux primitifs dérivent de cellules épithéliales; mais, à la suite de l'abréviation des phénomènes du développement, la disposition épithéliale des éléments primitifs est moins nette que chez les Vertébrés inférieurs. L'exposé suivant montrera pourtant que l'évolution est en tout comparable à celle des cases musculaires des Cyclostomes et des lamelles musculaires de l'*Amphioxus*, malgré quelques modifications tenant à la multiplication rapide des noyaux et à l'extension hâtive prise par le sarcoplasme.

L'élément primordial, origine d'un faisceau primitif, est une cellule munie d'une membrane d'enveloppe et renfermant un protoplasme granuleux pourvu d'un noyau. Cet

élément s'accroît suivant le procédé commun à tous les tissus musculaires, c'est-à-dire en déterminant cet accroissement par la production de substance contractile, le protoplasme granuleux restant stationnaire et n'augmentant en rien ses dimensions. L'amplification s'effectue de manière que l'élément primitif, d'abord cubique ou ovalaire, prend une forme cylindrique et s'oriente suivant la direction que possédera désormais le faisceau musculaire. Le sarcoplasme n'est pas produit de façon à envelopper le noyau, mais seulement sur l'une des faces de la cellule, tout comme chez l'*Amphioxus* et les Cyclostomes, et il continue, à mesure que l'aspect cylindrique se manifeste, à se déposer toujours sur la même partie de l'élément. Ce dernier ressemble donc à un court fuseau, constitué surtout par de la substance contractile et portant en un point, vers sa région médiane d'ordinaire, une saillie renfermant le protoplasme granuleux et le noyau.

L'accroissement s'effectue toujours suivant la même direction. Le noyau primordial se divise en deux corps nucléaires qui sont écartés peu à peu l'un de l'autre par l'apposition entre eux de substance contractile. Cette dernière, continuant toujours à prendre une extension considérable, finit par s'étendre sur les côtés de l'élément originel, et souvent l'enveloppe, tout comme il en est dans les cases musculaires des Cyclostomes. La tendance générale est cependant de repousser toujours le noyau vers l'extérieur et non pas de l'entourer; aussi bien souvent, dans la fibre parvenue à une organisation complète, les corps nucléaires sont-ils situés au-dessous du sarcôlemme et non plongés dans le sarcoplasme. Cette tendance est caractéristique des éléments musculaires de provenance épithéliale; la substance contractile se dépose dès l'abord sur l'une des faces de la cellule primitive, laissant en dehors d'elle le protoplasme de cette cellule et son noyau; elle tend, dans le cours de son développement, à maintenir sur sa périphérie les restes

de cette cellule et l'enveloppe dans le seul cas où elle acquiert un volume considérable. Et encore, comme le montrent bien les faisceaux primitifs de l'homme et des mammifères, même dans ce cas, les noyaux, c'est-à-dire les parties de la fibre qui correspondent aux restes de la cellule primitive, sont placés sous le sarcolemme et en dehors du sarcoplasme.

Cette évolution diffère beaucoup de celle suivie par les fibres des Arthropodes. L'élément primordial de ces dernières est enveloppé dès l'abord par la substance contractile, tandis qu'elle l'est ici durant une période tardive. Et, si l'on descend des Vertébrés supérieurs à l'*Amphioxus*, en passant par les Cyclostomes, on rattache d'une façon indiscutable le développement des faisceaux primitifs à celui des lamelles musculaires, qui présentent dans leur structure intime les traces manifestes de leur origine épithéliale.

Cette différence entre les fibres musculaires somatiques des Vertébrés supérieurs, de l'Homme, et celles des Arthropodes, ne porte pas seulement sur l'origine première ni sur le mode suivant lequel s'effectue le dépôt de la substance contractile, mais aussi sur la marche de l'accroissement. Le sarcoplasme n'est pas homogène lors de son apparition; il est de suite divisé en fibrilles, qui présentent elles-mêmes dès l'abord la disposition striée. Comme le sarcoplasme est formé en premier lieu sur la périphérie de l'élément primordial, comme cette disposition périphérique est conservée au moins pendant les premières phases de l'évolution, il en résulte que la genèse de cette substance contractile paraît procéder de la périphérie vers le centre; contrairement à ce qu'il en est pour les fibres d'Arthropodes, où elle procède du centre vers la périphérie, les portions sarcoplasmiques les plus anciennes étant les premières différenciées.

Les fibres des Arthropodes et celles des Vertébrés présen-

tent cependant plusieurs particularités communes, dont la plus importante tient à la multiplicité des noyaux. Malgré l'absence de cloisons séparatrices correspondant à ces corps nucléaires, la présence de plusieurs noyaux donne à la fibre complète une valeur pluricellulaire. Les cellules qui constituent la fibre sont fusionnées les unes avec les autres en un syncytium, reconnaissable seulement à l'existence de ces nombreux noyaux. Le syncytium musculaire diffère de tous les composés analogues qui se trouvent dans l'économie par les caractères suivants :

1° Il présente une forme déterminée et toujours la même, sauf les légères variations dues aux passages de l'état d'extension à celui de contraction et réciproquement;

2° Le protoplasme des cellules constitutantes n'est pas du protoplasme ordinaire, mais de la substance contractile. Cette substance est divisée en fibrilles continues d'un bout à l'autre de la fibre;

3° L'union des cellules constitutantes ne se produit pas dans des directions variables, mais toujours suivant un sens donné, de manière à donner à l'élément entier la forme déterminée et persistante dont il est fait mention plus haut.

Les ressemblances entre les fibres somatiques des Vertébrés et celles des Arthropodes ne se bornent pas aux particularités dont il vient d'être fait mention, elles s'étendent à l'aspect extérieur. Le plus souvent, ces fibres sont indivises et ne se ramifient pas vers leurs extrémités, sauf dans quelques rares exceptions, lorsque les fibres, au lieu de se terminer sur un tissu d'origine conjonctive, vont se fixer à une basale épithéliale. Dans ce cas, les extrémités qui adhèrent à la base se divisent en petites houppes ramifiées elles-mêmes, où la striation disparaît parfois, et qui vont s'attacher à la face profonde de l'épithélium.

Podwyssozki¹ a signalé tout récemment un fait de cet ordre

1. Podwyssozki. *Arch. f. Mik. Anal.*, 1887.

dans les muscles des lèvres des Mammifères, et il est probable qu'il en est de même pour l'Homme. L'extrémité, tournée vers l'épithélium des faisceaux primitifs, se partage brusquement en branches très nombreuses, qui vont s'insérer sur la basale de l'épithélium. La striation disparaît sur les parties de ces branches qui s'attachent directement à la basale. Kœhler¹ a retrouvé des phénomènes semblables dans le pédoncule des Arthropodes appartenant à l'ordre des Cirrhipèdes; les branches terminales de ces fibres lisses sont cependant plus longues et anastomosées en un plexus.

Mais ces faits ne sont pas très répandus, et il est permis de considérer comme la règle l'absence de divisions terminales dans les fibres somatiques des Vertébrés et dans celles de la plupart des Arthropodes. Cette disposition établit une dissemblance fort nette entre les fibres striées et les fibres lisses, celles-ci étant souvent ramifiées au lieu de rester indivises sur tout leur parcours.

CHAPITRE III.

Développement des fibres musculaires.

I. — Généralités.

Comme l'ont déjà montré les faits exposés dans le second chapitre de ce mémoire, les fibres lisses et striées sont des éléments musculaires simples; cette simplicité définitive est le résultat de l'accroissement considérable pris par la substance contractile. Les fibres commencent en effet par être des éléments composés, c'est-à-dire formés par l'union de deux parties : une partie musculaire, et l'autre épithéliale ou conjonctive suivant l'origine première. Mais, à cause de l'amplification extrême du sarcoplasme, cette dernière ne joue

1. Kœhler. *Arch. de biol.*, 1839.

plus dans la fibre qu'un rôle effacé, du moins sous le rapport de la structure, et se borne à représenter l'élément nucléaire. Cette particularité conduit également à admettre que le sarcoplasme ne possède point de noyaux propres lui appartenant et formés dans sa propre substance; les noyaux des fibres dérivent de l'amas nucléaire primitif, à moins qu'ils ne correspondent à sa persistance directe. Dans les deux cas, ces noyaux ne sont jamais produits par le sarcoplasme, et sont toujours entourés d'une auréole de protoplasme granuleux.

Les fibres passent donc, durant leur évolution, par une phase composée transitoire semblable à celle qui se maintient d'une façon définitive dans l'organisme des animaux inférieurs. Sans insister ici sur l'importance philosophique d'un pareil phénomène, il est bon de la signaler, afin de montrer une fois de plus que les tissus et les organes des animaux supérieurs ne sont pas des entités nouvelles, mais correspondent aux tissus et aux organes perfectionnés et accrus des êtres inférieurs.

Les particularités déjà mentionnées permettent de se représenter aisément comment les cellules épithéliales et conjonctives donnent naissance, par la genèse du sarcoplasme, à des éléments composés, et de quelle façon ces derniers deviennent des fibres musculaires par l'excèsif accroissement de ce sarcoplasme. Il reste maintenant à synthétiser tous ces faits relatifs au développement et à en dégager les notions principales.

Les premiers essais en ce sens ont été tentés par les frères Hertwig¹, dans leur « théorie du cœlome et du feuillet moyen ». Les tissus primitifs des embryons de l'homme et des animaux sont, pour ces auteurs, au nombre de deux : les tissus épithéliaux et les tissus mésenchymateux. Ces tissus sont séparés chez divers êtres, en ce sens que les parois des

1. Hertwig, *Die Cœlom-Theorie*. Jen. Zeitsch., 1881-85.

organes de l'économie proviennent exclusivement d'une base épithéliale ou d'une base mésenchymateuse; mais il n'en est pas ainsi pour plusieurs autres, et pour les Vertébrés notamment, qui présentent en eux-mêmes, dans le corps de leurs embryons, ces deux types tissulaires. Lorsque ces deux types sont réunis, la musculature tout entière provient tantôt de l'un, tantôt de l'autre, et tantôt des deux à la fois. Ce dernier cas est celui des Vertébrés supérieurs et de l'Homme. Parmi les muscles, les uns proviennent d'un épithélium, et les autres d'un tissu mésenchymateux semblable, dès l'abord, à un tissu conjonctif pourvu d'une substance fondamentale à demi-liquide et répondant par suite à un tissu muqueux. Il faut donc examiner ces deux modes d'évolution : le procédé épithélial et le procédé mésenchymateux.

Les auteurs précités ont indiqué avec exactitude les premières phases de cette double évolution; mais, absorbés par leur essai de synthèse embryogénique générale, leurs observations se sont bornées à montrer en quoi ces phases primitives consistent. Mes recherches particulières m'ont permis de les vérifier et de les étendre, sauf pourtant en ce qui touche le myocarde des Vertébrés, dont je n'ai pu compléter encore l'étude histogénétique, bien que l'ensemble de l'évolution soit concevable par à peu près.

II. — *Origine mésenchymateuse.*

Il convient, comme je le montrerai plus tard, d'étendre plus encore que ne l'ont fait les frères Hertwig¹ et Rabl², la notion du mésenchyme. Il faut désigner sous le nom de *mésenchyme* la masse des tissus embryonnaires qui se développent entre les trois feuilletts blastodermiques primitifs, et qui dérivent de ces trois feuilletts par voie de genèse

1. Hertwig, *loc. cit.*

2. Rabl., *Morph. Jahrb.*, 1889.

cellulaire isolée. Certains éléments de ces feuillets se divisent tangentiellement en deux parties, dont l'une continue à rester dans la rangée cellulaire du feuillet même, et dont l'autre se détache. Celle-ci est un élément mésenchymateux ; elle pénètre dans les espaces laissés entre les feuillets blastodermiques et s'y multiplie de manière à augmenter le nombre des cellules mésenchymateuses. Ces dernières émettent des expansions pseudopodiques et exsudent une substance fondamentale abondante semi-solide ; le tissu muqueux embryonnaire des auteurs n'est autre qu'une persistance du tissu mésenchymateux primitif, engendré dès les premiers stades du développement.

Le mésenchyme des Vertébrés supérieurs est produit, pour la plus grande partie, par la splanchnopleure, c'est-à-dire par la paroi viscérale des myomères ; ses éléments s'insinuent entre le feuillet viscéral et l'endoderme. Il donne naissance à tout le tissu conjonctif de l'économie, aux fibres musculaires lisses des tuniques viscérales et aux fibres striées du myocarde. Toute la musculature des Arthropodes, quelle qu'elle soit, dérive de tissus mésenchymateux primordiaux ¹.

Il m'a été donné de suivre le développement des fibres lisses des Vertébrés, des Mollusques, et des fibres striées des Arthropodes. Ce développement, dont les principales phases ont été exposées dans le second chapitre, sont toujours les mêmes, et je vais me borner à rappeler ici les plus caractéristiques. L'élément mésenchymateux est constitué par un protoplasme granuleux, entouré d'une fine membrane cellulaire, et contenant un noyau. Le sarcoplasme se dépose autour de cet élément de manière à l'engainer, et il se produit ainsi, à cette époque du développement, une fibre musculaire composée, ou conjonctivo-musculaire. Le sarcoplasme s'accroît toujours, de manière

1. Louis Roule. *C. R. de l'Acad. d. Sc.*, janv. 1891.

à prendre une grande prépondérance sur le protoplasme granuleux initial; il continue à envelopper ce dernier, et étire, par le fait même de son accroissement extrême, la fine membrane d'enveloppe de manière à l'amincir à l'excès et même à la faire disparaître complètement. D'autre part, et cela est bien net dans les fibres des Arthropodes et dans celles des Mollusques, le sarcoplasme est incapable de se produire une membrane périphérique destinée à l'envelopper; cette propriété est dévolue au seul protoplasme granuleux, qui en avait engendré une au début, mais qui ne peut plus continuer sous ce rapport puisqu'il est englobé par la substance contractile. Aussi les fibres d'origine mésenchymateuse, et tout aussi bien les fibres lisses que les fibres striées, offrent-elles ce caractère commun d'être dépourvues de membrane d'enveloppe, et ne montrent-elles aucune partie comparable à un sarcolemme.

Mes recherches à cet égard n'ont pas encore porté sur les fibres du myocarde, dont je vais m'occuper afin de compléter ces notions relatives au tissu musculaire. Je ferai remarquer cependant que ces fibres sont d'origine mésenchymateuse, et qu'elles sont privées de sarcolemme au moment où elles parviennent à leur état définitif. Il faut donc admettre que le dépôt de la substance contractile s'effectue d'une manière semblable à celle observée sur les autres fibres précitées, puisque l'origine et la structure sont semblables dans les deux cas. Tout porte à croire que les jeunes éléments mésenchymateux du myocarde s'entourent de bonne heure d'une gaine sarcoplasmique, et restent toujours renfermés, avec les noyaux qu'ils contiennent, dans l'intérieur de cette gaine. Pour eux comme pour leurs similaires, la substance contractile ne produit pas de membrane d'enveloppe, et c'est pour cette raison que les fibres musculaires striées du myocarde sont dépourvues de sarcolemme, contrairement à ce qu'il en est pour les autres fibres musculaires striées de l'économie.

Le premier type d'éléments musculaires, dont l'origine est mésenchymateuse, contient des fibres lisses et des fibres striées. On l'a vu plus haut, la présence de la striation est placée sous la dépendance de causes physiologiques secondaires, et ne touche en rien à des différences d'origine ni à des dissemblances d'évolution. Comme exemples de fibres lisses d'origine mésenchymateuse, il faut signaler, dans l'organisme humain, celles des parois viscérales, et, pour les animaux, celles des Mollusques, des Vers. Comme exemples de fibres striées présentant la même origine, et par suite le même mode de développement avec la même structure définitive sous le rapport de l'absence du sarcolemme, il convient de signaler selon toutes probabilités les fibres du myocarde de l'Homme et des Vertébrés, et, d'une façon certaine, les fibres des Arthropodes.

III. — *Origine épithéliale.*

Les fibres musculaires somatiques de l'Homme et des Vertébrés appartiennent au groupe des fibres d'origine épithéliale; elles dérivent de l'épithélium qui constitue la splanchnopleure ou feuillet viscéral des myomères rachidiens et céphaliques. Comme l'assise épithéliale originelle présente une disposition métamérique, les couches musculaires conservent, du moins chez les Vertébrés inférieurs, un arrangement semblable; mais chez l'Homme et les Vertébrés supérieurs, les muscles des membres prennent un développement considérable, et la disposition métamérique primitive ne se laisse plus reconnaître.

Les faisceaux primitifs des muscles somatiques sont groupés en faisceaux secondaires et liés les uns aux autres par un tissu conjonctif; ce tissu provient du mésenchyme. A mesure que les cellules épithéliales se transforment en fibres musculaires cylindriques, des cellules mésenchymateuses s'insinuent entre elles et, produisant du tissu conjonctif, jouent le rôle de ciment unissant.

L'élément originel engendre de la substance contractile sur l'une de ses faces ; le protoplasme granuleux reste ainsi placé en dehors de cette substance et n'est pas enveloppé par elle. La membrane qui limitait l'élément primitif ne disparaît pas à mesure que le sarcoplasme s'accroît, contrairement à ce qu'il en est pour les fibres musculaires d'origine mésenchymateuse ; elle persiste autour du sarcoplasme, en conservant la même épaisseur. Il est peu probable que cette membrane soit produite par le sarcoplasme lui-même, puisque celui-ci est dépourvu d'une telle propriété génétique dans les fibres appartenant au premier mode ; il est plus logique de penser que le protoplasme granuleux périphérique lui donne naissance. Ce dernier est, en effet, extérieur au sarcoplasme, n'est pas entouré par lui ; il peut donc produire constamment de nouvelles parties de membrane, qui s'ajoutent aux anciennes et permettent ainsi au sarcoplasme de s'accroître tout en étant environné par un sarcolemme.

Les fibres musculaires d'origine épithéliale possèdent donc un sarcolemme, alors que celles d'origine mésenchymateuse en sont dépourvues. L'absence de cette membrane dans le second cas est le résultat du mode de dépôt du sarcoplasme et de l'incapacité de ce dernier à se produire une enveloppe ; le sarcoplasme entoure dès le commencement de son apparition le protoplasme de l'élément granuleux et reste toujours nu par suite. Sa présence, dans le premier cas, tient à ce fait que le protoplasme primitif reste extérieur au sarcoplasme et peut ainsi subvenir à la genèse du sarcolemme qui entoure ce dernier. Parfois ce protoplasme se divise en plusieurs parties avec le noyau qu'il contient, et plusieurs de ces parties deviennent internes ; mais il en reste toujours quelques-unes vers la périphérie de la fibre qui subviennent à la genèse restant encore à s'accomplir.

En somme, et sans s'adresser au développement, il est

permis de reconnaître l'origine des fibres musculaires d'après leur structure définitive. Les fibres d'origine épithéliale possèdent un sarcolemme, et celles d'origine mésenchymateuse en sont dépourvues.

CONCLUSIONS.

Si l'on applique au tissu musculaire de l'Homme les notions acquises par l'étude de ce tissu entièrement formé, et par l'examen comparatif des divers aspects que présentent les animaux à cet égard, on arrive aux conclusions suivantes :

Le tissu musculaire est divisé d'ordinaire en deux groupes : le tissu à fibres lisses et le tissu à fibres striées. Cette division n'exprime pas d'une manière parfaite la classification des formes présentées par le tissu musculaire. La seule différence fondamentale qu'il soit possible d'établir entre ces deux types porte sur l'absence de striation dans les fibrilles des premières et sur la présence de cette même striation dans celles des secondes. Or, comme on l'a vu plus haut, la présence de la striation est due à une cause physiologique secondaire, et son but est de permettre une contraction plus rapide. Quant aux différences tirées de l'innervation, elles ne doivent pas être prises en considération, puisque les fibres striées du myocarde sont soustraites à l'action de la volonté tout aussi bien que les fibres lisses des parois splanchniques. Et cette division a pour effet de séparer les unes des autres ces deux dernières sortes de fibres malgré les affinités qui les unissent, affinités tirées de l'origine, de la structure sous le rapport du sarcolemme, de l'action des nerfs volontaires, et sans doute aussi du mode de développement.

Une classification rationnelle des fibres musculaires de

l'économie serait plutôt basée sur l'origine, puisque cette origine exerce son influence sur la structure définitive et sur l'innervation. Les fibres musculaires, considérées de cette façon, comprennent deux groupes : les *fibres somatiques* et les *fibres splanchniques*.

Les fibres somatiques sont toutes des faisceaux primitifs entourés par un sarcolemme; elles sont placées sous l'influence de la volonté, et constituent les muscles du tronc avec ceux des membres. Elles proviennent de couches épithéliales embryonnaires et sont formées par la paroi viscérale du feuillet moyen. Elles sont toutes striées, sans aucune exception.

Les fibres splanchniques présentent l'aspect de fibres-cellules, dépourvues de sarcolemme; elles sont soustraites à l'action de la volonté, et constituent les parois du cœur et la tunique musculaire des viscères. Elles dérivent du mésenchyme placé entre l'endoderme et le feuillet moyen. Elles se présentent sous deux formes : 1° une forme striée, caractéristique du myocarde; 2° une forme lisse, qui existe seule dans les tuniques musculaires des organes.

Il est même possible de généraliser davantage et d'étendre à tous les animaux les considérations appliquées déjà à l'homme. Il faut, pour ce faire, remanier la classification des tissus musculaires donnée dans le premier chapitre de ce mémoire, et l'exprimer désormais de la façon suivante :

Les tissus musculaires comprennent deux groupes principaux : les tissus musculaires composés et les tissus musculaires simples.

Les tissus musculaires composés sont, malgré leur nom, les moins complexes. Ils sont constitués par l'union d'une partie primitive épithéliale ou conjonctive, et d'une fibre de sarcoplasme. Ils correspondent ainsi, sous cette forme définitive, à un état temporaire des tissus musculaires sim-

ples. Ils renferment deux types principaux : 1° les tissus épithélio-musculaires, dont l'une des parties est épithéliale; 2° les tissus conjonctivo-musculaires, dont l'une des parties est conjonctive. Ils existent seuls chez les animaux inférieurs.

Les tissus musculaires simples passent, dans leur développement, par un état correspondant à celui des tissus composés, et dérivent de ces derniers par l'accroissement excessif de leur sarcoplasme, qui place les éléments primitifs dans une subordination complète. Ces tissus, que l'on trouve seulement chez les animaux supérieurs, renferment deux types : 1° les tissus d'origine épithéliale, qui passent par la phase d'éléments épithélio-musculaires et sont pourvus d'un sarcolemme; et 2° les tissus d'origine mésenchymateuse, qui passent par la phase d'éléments conjonctivo-musculaires et ne possèdent point de sarcolemme. Chacun de ces deux types contient des tissus à fibres lisses et d'autres à fibres striées. Les muscles des Chaetognathes et des Nématodes appartiennent aux groupes des tissus d'origine épithéliale à fibres lisses; ceux des membres et du tronc des Vertébrés au groupe des tissus musculaires d'origine épithéliale à fibres striées. Par contre, les muscles des Mollusques font partie de ceux dont les fibres sont lisses et d'origine mésenchymateuse, alors que ceux des Arthropodes sont également d'origine mésenchymateuse, mais présentent en surplus la striation.

VU :
Le Président de la thèse,
BROUARDEL.

VU :
Le Doyen,
BROUARDEL.

VU ET PERMIS D'IMPRIMER :
Le Vice-recteur de l'Académie de Paris,
GRÉARD.

